Z. Säugetierkunde **61** (1996) 165–175

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE
INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Der Pubertätsverlauf bei männlichem Damwild (*Cervus dama*)

Von K. Fischer

I. Zoologisches Institut, Universität Göttingen, Göttingen, Deutschland

Eingang des Ms 17. 07. 1995
Annahme des Ms 07. 02. 1996

Abstract

The course of puberty in male fallow deer (Cervus dama)

Investigated was the process of puberty from the beginning onwards (onset of coronet growing at about 6 1/2 months of age) up to the end (4th/5th year of life). The end of puberty, that is the time of ontogenesis when the general growth is completed, and all the primary and secondary sex characters have reached the level of prime age males in amplitude and frequency. The process of puberty is divided into successive steps by annual periodicit, e. g. during the winter months no general growth occurs ("winter-rest-weight"). The different sex characters do not appear at the same time. Maximal sperm production already occurs in the 3rd. maximum of testicular volume and the end of general growth in the 4th year of life. Neck girth, fat-season-syndrom and blood-testosterone on the other side reach their final maxima during the 5th year of life. At the beginning of puberty the seasonal phases of secondary sex characters diverge markedly from their final position and shift to their endpoints in the course of puberty (shifting-phenomenon). These instabilities are a typical criterion of puberty. On the other side, seasonal stability over years concerning onset, maximum, minimum and end of the events are characteristic of adult male fallow deer.

Einleitung

Untersuchungen an männlichen Hirschartigen (Cervidae) zum Pubertätsbeginn und teilweise auch zu ihrem Verlauf liegen vor aus der Gruppe der Telemetacarpalia (Groves und Grubb 1987) für Maultierhirsch (*Odocoileus hemionus*) (Wood et al. 1962; Bandy et al. 1970), Ren (*Rangifer tarandus*) (McEwan 1968; Whitehead and McEwan 1973; Leader-Williams 1979), Elch (*Alces alces*) (Franzman et al. 1978) und Reh (*Capreolus capreolus*) (Sempéré und Lacroix 1982); und aus der Gruppe der Plesiometacarpalia, Unterfamilie Echthirsche (Cervinae) für Rot- (*Cervus elaphus*) (Lincoln 1971 a; Suttie and Kay 1982) und für Damhirsch (*Cervus dama*) (Chaplin und White 1972; Chapman und Chapman 1980; Chapman et al. 1981; Fischer et al. 1985).

In der vorliegenden Arbeit werden Befunde aus einer Langzeitstudie an männlichem Damwild vorgestellt zu Beginn, Verlauf und vor allem zum Ende der Pubertät, sowie über die Interaktionen zwischen Pubertätsverlauf und der Jahresperiodik.

In unserer Herde können für adultes Damwild (> 5 Jahre) folgende saisonale Ereignisse mit großer zeitlicher Genauigkeit vorausgesagt werden: Abwurf: 20. April–erste Maitage; Fegen: 20. August–erste Septembertage (der 1. Geweihzyklus weicht von diesem Schema ab). Brunst: 15./20. Oktober–10./15. November. Satzzeit: 15. Juni–erste Julitage.

Material und Methode

Am 3./10. Januar 1987 wurde die Studie mit 5 ca. 6 1/2 Monate alten Damhirschkälbern begonnen und im Mai 1991, etwa 6 Wochen vor Vollendung des 5. Lebensjahres (LJ), mit noch 3 Individuen beendet. Zwei Tiere wurden im August 1987 durch ein drittes ersetzt. Aus Gründen der Gruppenanpassung gingen seine Werte erst ab November 1987 in die Berechnungen mit ein. Im Oktober 1988 starb ein Hirsch aus unbekannten Gründen.

Die Tiere lebten in Göttingen (51° 32′ N, 9° 56′ E) unter Freilandbedingungen in einem etwa 220 m^2 großen Gatter ohne die Konkurrenz älterer Männchen und ohne Weibchen. Sie wurden optimal gefüttert mit Grünfutter während der Vegetationsperiode und Heu während der anderen Jahreszeiten. Zusätzlich dazu erhielten sie zu allen Jahreszeiten Wasser und ein käufliches Kraftfutter ad lib.

Immobilisation: Im Abstand von etwa 4 Wochen wurden die Hirsche mit 1–3 ml einer Mischung aus 500 mg Rompun® (Bayer AG) gelöst in 5 ml 10% Ketavet® (Parke Davis Corp.) anästhetisiert. Appliziert wurde das Narkosemittel intramuskulär über ein Luftdruck-Betäubungsgewehr.

Hodenvolumen (HV): Mit einer Schublehre wurden Länge und Breite beider Testikel ohne Epididymis gemessen und das Volumen nach der Formel zur Berechnung eines Rotationsellipsoids bestimmt: $V = \frac{4}{3}\pi \cdot (ab^2)$ (a = longitudinaler, b = transversaler Radius). Die Volumina beider Hoden wurden addiert.

Halsumfang (HU): Der Halsumfang wurde über dem Kehlkopf und etwa 10 cm caudad gemessen. Beide Meßwerte wurden gemittelt. Um einen konstanten Zug bei den Messungen zu erreichen, war am Meßband eine auf 8 Newton eingestellte Federwaage befestigt.

Lebendgewicht (LG): Das LG wurde auf 500 g genau ermittelt.

Statistik: Die Befunde wurden nach dem Student's T-Test verglichen. Die Wachstumsverläufe werden dargestellt durch die Steigungsgeraden. Die annualen Kurvenverläufe der HV wurden auf Ähnlichkeit über den Pearsonschen Korrelationskoeffizienten (r) mit entsprechenden Signifikanzen geprüft. Für die vergleichende Betrachtung korrespondierender Punkte bei gleichsinnigen Kurvenverläufen wurden im Rahmen des T-Tests folgende Irrtumswahrscheinlichkeiten festgelegt: p: $\leq 0{,}05$: nicht signifikant; p: $\leq 0{,}01$ (signifikant); p: $\leq 0{,}005$ (hochsignifikant). Wegen der geringen Individuenzahl werden nur hochsignifikante Unterschiede durch Zahlen belegt. Bei signifikanten Differenzen wird dies erwähnt. Alle Zahlenangaben im Text geben Mittelwerte wieder.

Ergebnisse

Hodenvolumina (HV)

Wie aus Abbildung 1 a ersichtlich, setzt eine deutliche HV-Zunahme bei den jungen Damhirschen am Anfang des 2. LJ im Juli kurz vor dem Fegen des 1. Geweihs (1.–20. August) ein. Das erste Maximum der HV liegt im September/Oktober bei 58 ml. Die Hirsche sind jetzt 15/16 Monate alt. Noch während und gleich nach der Brunst fällt im November das HV steil ab auf ca. 40 ml. Danach wird eine deutlich verlangsamte Abnahme bis zum Minimum von 13 ml im Mai/Juni kurz vor dem Ende des 2. LJ sichtbar. Beginn und Dauer des Minimums fallen zusammen mit dem Abwurf des 1. Geweihs zwischen Mitte Mai und den ersten 10 Tagen im Juni und der Wachstumsperiode des zweiten am Beginn des 3. LJ. Im August, kurz vor bzw. während des Fegens des 2. Geweihs, steigt das HV dann wieder deutlich an. Dieser annuale Rhythmus im HV erscheint in den folgenden Jahren immer wieder in der gleichen Form. Die 4 Jahreskurven sind positiv und hochsignifikant miteinander korreliert (r = 0,95). Nur die Maximalwerte im September/Oktober steigen noch an im 3. LJ auf 71 ml und im 4. auf 104 ml. Vom 4. zum 5. LJ ist kein weiterer Zuwachs mehr erkennbar. Die Minimalwerte der HV liegen in allen 4 Zyklen zwischen 10 und 20/24 ml. Ein signifikanter altersabhängiger Anstieg ist nicht zu erkennen.

Abbildung 1 b zeigt die Jahreskurve der HV-Veränderungen bei adulten Damhirschen.

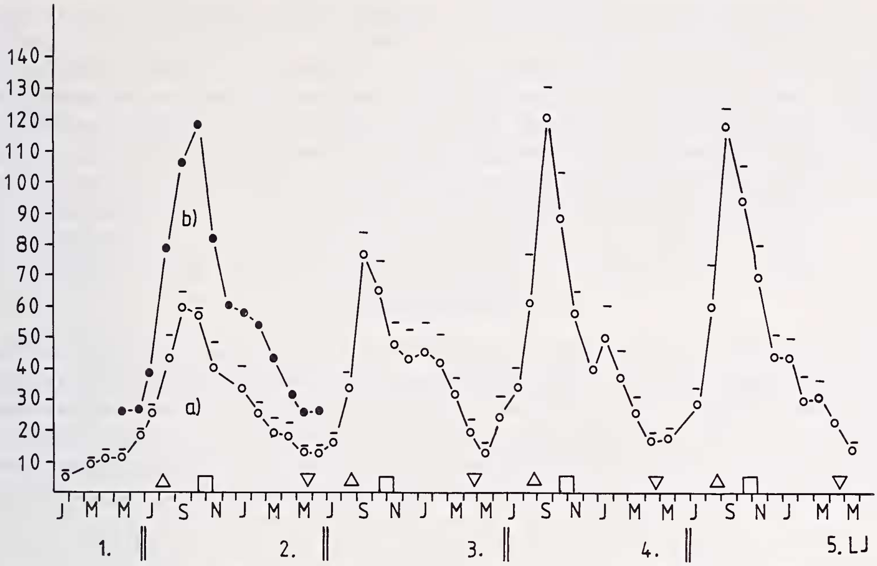


Abb. 1. Der Pubertätsverlauf (Beginn bis Ende) bei männlichem Damwild. Die Entwicklung des Hodenvolumens in ml ($\bar{x} \pm SD$): a) bei Jungtieren; b) bei adulten Männchen. Symbole: Abszisse: Monate; 1. – 5. LJ; ▽ u. △: Abwurf- und Fegetermine; □: Brunst.

Halsumfänge (HU)

Wie aus Abbildung 2a ersichtlich, steigt der HU vom ersten Meßtermin im Januar des 1. LJ von 24,7 cm kontinuierlich an bis zu einem Maximum von 37,1 cm im Januar/Fe-

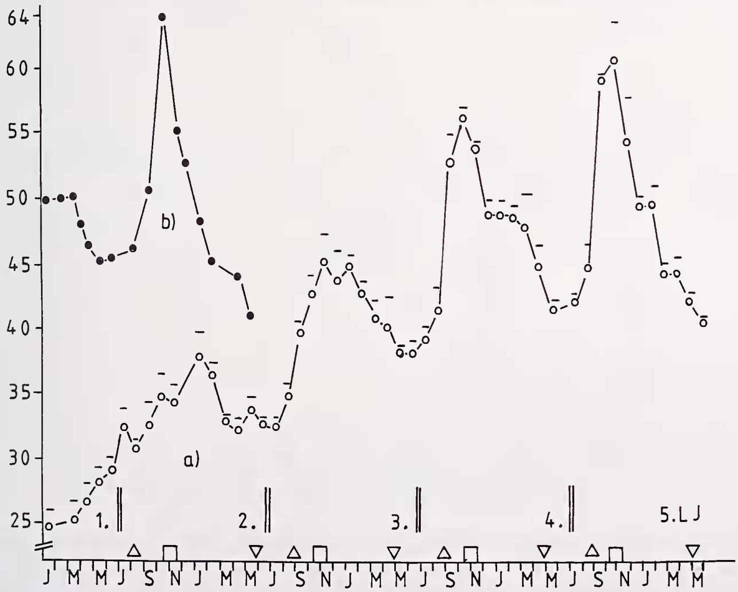


Abb. 2. Der Pubertätsverlauf (Beginn bis Ende) bei männlichem Damwild. Die Entwicklung der Halsumfänge (HU) in cm ($\bar{x} \pm SD$): a) bei Jungtieren; b) bei adulten Männchen. Symbole: siehe Abb. 1.

bruar des 2. LJ. Es folgt ein steiler Abfall auf Minimalwerte von 32,7 cm zwischen März und Juli am Ende des 2./Beginn des 3. LJ. Im August des 3. LJ zum Fegetermin des 2. Geweihs hin wird der nächste Anstieg im HU sichtbar. Das nächste Maximum liegt zwischen Mitte November und Mitte Januar bei 44,5 cm. Das nächste Minimum wird zwischen Mai und Juli mit 38,4 cm am Ende des 3./Anfang des 4. LJ erkennbar. Im 4. LJ steigen die Maximalwerte der HU zwischen September/November auf 54,1 cm an. Nach der Brunst nimmt der HU bis Dezember steil auf 47,8 cm ab, danach langsam bis zum nächsten Minimum auf 41,6 cm zwischen Mai und Juli am Ende des 4./Anfang des 5. LJ. Im 5. LJ erreicht der HU das Maximum im September und Oktober mit 59,7 cm. Bereits Mitte November, also noch während und gleich nach der Brunst, wird die Abnahme der HU deutlich. Im April/Mai kurz vor Beendigung des 5. LJ liegt das nächste Minimum bei 41,1 cm.

Abbildung 2 b zeigt die Jahreskurve der HU-Veränderungen bei adulten Damhirschen.

In Abbildung 3 sind die Steigerungsgeraden durch die durchschnittlichen annualen Minima (a) und Maxima (b) im HU in den aufeinanderfolgenden Jahren eingezeichnet. Um zu einer einheitlichen Berechnungsgrundlage zu kommen, wurden die Minima festgelegt auf die Monate April und Mai. Das ist ab dem 2. Geweih der Zeitraum des Abwerfens und des Beginns der Neubildung des nächsten Geweihs. Die Minima der HU

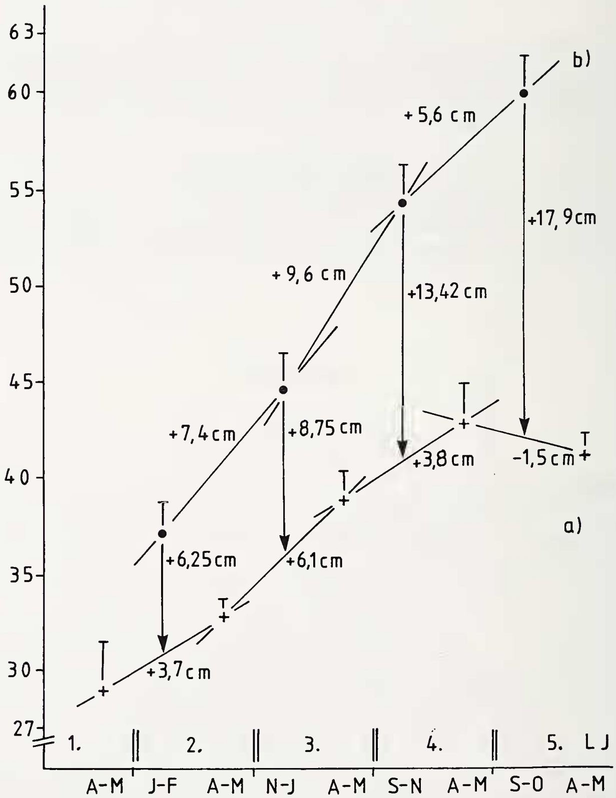


Abb. 3. Entwicklung der HU ($\bar{x} \pm SD$) im Pubertätsverlauf (Beginn bis Ende) bei männlichem Damwild. Die Steigungsgeraden: a) durch die Minima (April/Mai) in den annualen Zuwächsen; b) durch die saisonalen, androgenbedingten Maxima; Monatsangaben auf der Abszisse: reale Lage der Maxima und Minima im 1. – 5. LJ aus Abb. 2 a; Ordinate: cm; ↓: Lot von den Maxima auf die die zugehörigen Minima verbindenden Steigungsgeraden.

nehmen bis zum 4. LJ um ca. 13,6 cm zu. Zum 5. LJ hin ist kein weiterer Anstieg mehr zu sehen.

Die Maxima (b) sind in der Abbildung stets in die Mitte zwischen die vorangehenden und die nachfolgenden Minima gelegt. Die Monatsangaben auf der Abszisse geben ihre reale Lage in den Jahreskurven (Abb. 2a) wieder. Im 2. LJ beträgt der mittlere Abstand zwischen dem Maximum als Lot gefällt auf die die zugehörigen Minima verbindende Steigungsgerade 6,25 cm; im nächsten Zyklus sind es 8,75 cm; im 4. LJ beträgt die Differenz 13,42 und im 5. 17,9 cm. Die Gesamtzunahme im maximalen HU beträgt zwischen 2. und 5. LJ 22,6 cm.

Lebendgewichte (LG)

Wie aus Abbildung 4a hervorgeht, steigt das LG der Damhirsche ab Meßbeginn im Januar von 28,1 kg bis zum September im 2. LJ steil an auf 58 kg. Danach flacht der Gewichtsanstieg bis Mai deutlich ab. Die Kurve zeigt eher eine fallende Tendenz. Der nächste signifikante Anstieg im LG um 5 kg (p: < 0,01) wird erkennbar von Mai nach Juni am Ende des 2. LJ. Bis zum Dezemer im 3. LJ steigen die LG auf 71 kg. Bis zum April ist dann kein weiterer Anstieg im LG zu erkennen. Der nächste signifikante Anstieg des LG um 11,1 kg liegt zwischen April und Mai am Ende des 3. LJ, das nächste Maximum von 95,8 kg im September des 4. LJ. Über Oktober bis Mitte November verlieren die Hirsche 16,2 kg. Bis zum März des 4. LJ liegt das LG bei 80,8 kg. Der nächste Anstieg im LG um 7,7 kg (p: <0,01) wird deutlich zwischen März und April im 4. LJ. Das nächste Maximum liegt im September des 5. LJ bei 109 kg. Bis Mitte November verlieren die Hirsche 25,5 kg. Anschließend bis zum März des 5. LJ liegt dann das LG wieder bei 80 kg. Im Vergleich zum Vorjahr ist im Winter keine weitere Gewichtszunahme mehr erkennbar.

Abbildung 4b zeigt die Jahreskurve der LG-Veränderungen bei reifen Damhirschen.

In Abbildung 5a sind die Steigerungsgeraden durch die gemittelten LG zwischen Januar/März in den aufeinanderfolgenden LJ miteinander verbunden. Auf diesem Niveau nimmt das LG bis zum 4. LJ um 49,6 kg zu. Zum 5. LJ hin ist kein weiterer Anstieg mehr erkennbar.

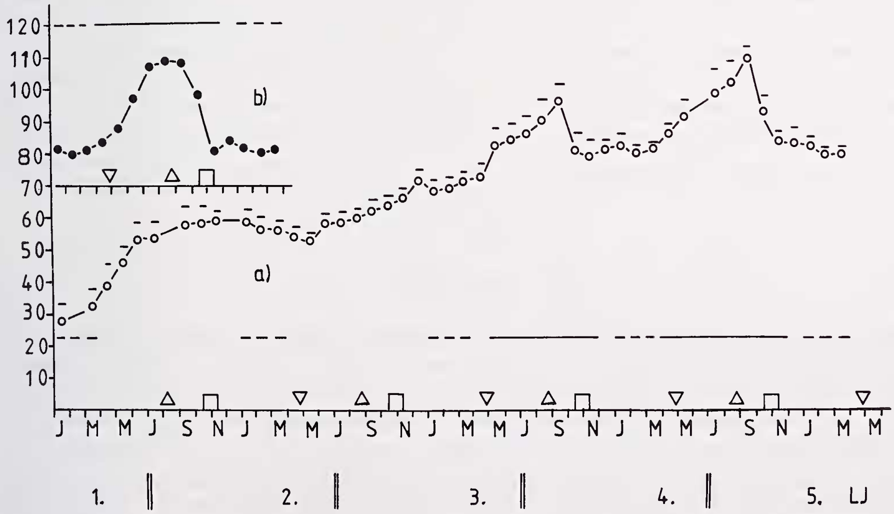


Abb. 4. Der Pubertätsverlauf (Beginn bis Ende) bei männlichem Damwild: Die Entwicklung des Lebendgewichts (LG) in kg ($\bar{x} \pm SD$): a) bei Jungtieren; b) bei adulten Hirschen. Symbole: - - - -: WRG; —: FS; andere: siehe Abb. 1.

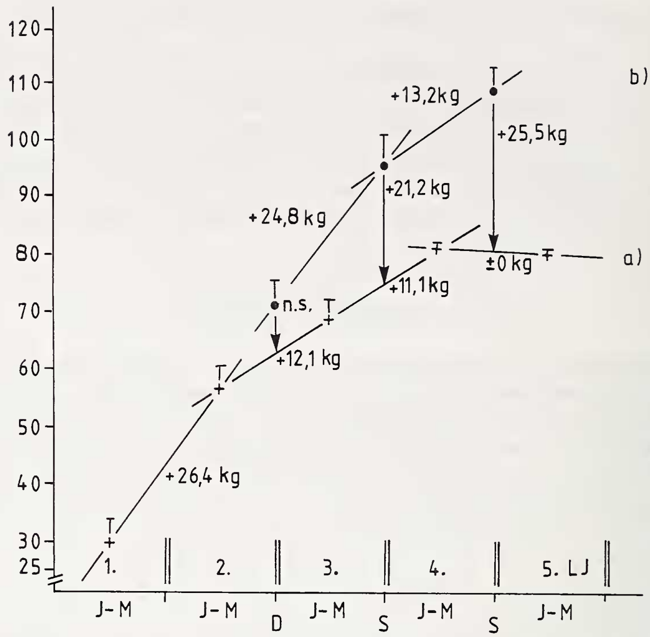


Abb. 5. Entwicklung der LG in kg ($\bar{x} \pm SD$) im Pubertätsverlauf (Beginn bis Ende) bei männlichem Damwild. Die Steigungsgeraden: a) durch WRG (Januar–März): annualer Schub im allgemeinen Wachstum; b) durch die FS-bedingten Maxima. Monatsangaben auf der Abszisse: reale Lage der Maxima und Minima aus Abb. 4 a im 1. – 5. LJ. Andere Symbole: siehe Abb. 3.

In Abbildung 5 b verbinden die Steigungsgeraden die gemittelten annualen Maxima der LG. Aus Gründen der Übersichtlichkeit sind die Maxima in die Mitte zwischen die vorangehenden und die nachfolgenden Minima zwischen Januar/März gezeichnet. Die Monatsangaben auf der Abszisse geben ihre reale Lage in den Jahreskurven (Abb. 4 a) wieder. Im 3. LJ beträgt die Differenz 8,1 kg; sie ist nicht signifikant, daher kann nur von einer steigenden Tendenz gesprochen werden. Im 4. LJ sind es 21,2 und im 5. 25,5 kg. Die Kurve zeigt zusätzlich die annualen Zuwächse zwischen den erreichten Maxima. Vom 3. zum 4. LJ beträgt er 24,8 kg und vom 4. zum 5. LJ nochmals 13,2 kg. Danach ist kein weiterer Anstieg im Vergleich zu adulten Hirschen zu sehen (Abb. 4 b).

Diskussion

Mit der vorliegenden Langzeitstudie zur Pubertät bei männlichem Damwild wurde in der 1. Januarhälfte des Geburtsjahres begonnen, weil in dieser Zeit bei den Hirschkälbern aus unserer Herde in der Regel das Rosenstockwachstum einsetzt (Fischer et al. 1985). Die Rosenstöcke sind bei den Echthirschen ein sekundäres Geschlechtsmerkmal; ihr Wachstumsbeginn signalisiert den Beginn der Androgensekretion und damit das Einsetzen der Pubertät (Lincoln 1971 a). Der Zeitpunkt hängt vom allgemeinen körperlichen Entwicklungszustand ab (Lincoln 1971 a; Suttie und Kay 1982). Bei den von Chapman und Chapman (1980) untersuchten Damhirschkälbern setzt das Rosenstockwachstum erst im Alter von etwa 9 Monaten im März ein. Ich führe diese zeitliche Differenz auf den optimalen Entwicklungsstand unserer Tiere zurück.

Das Rosenstockwachstum ist bei sehr kräftigen Individuen schon gegen Mitte Februar abgeschlossen. Der äußerlich meßbare Wachstumsbeginn des 1. Geweihs setzt dann zwischen Mitte/Ende März und Anfang April ein (Fischer et al. 1985). Während des Wachstums der ersten Geweihgeneration kommt der erste Aktivitätsschub im reproduktiven System zum Stillstand und setzt erst kurz vor dem Fegetermin wieder ein (Chapman und Chapman 1980; Chapman et al. 1981). Das wird verständlich aus der Tatsache, daß bei den borealen Echthirschen Geweihwachstum nur möglich ist, wenn die Blutandrogenspiegel auf basalem Niveau liegen (Bubenik 1982; Rolf und Fischer 1990; Kolle et al. 1993). Da in dieser Zeit zudem die Spermabildung bei praktisch allen Individuen zum Erliegen kommt (Asher et al. 1987; Gosch und Fischer 1989), kann diese Periode auch als „gonadale Ruhephase“ bezeichnet werden.

Die gängigen Definitionen über die Pubertät sagen in der Regel nur etwas aus über ihren Beginn, nichts jedoch über ihren Verlauf und vor allem nichts über ihr Ende (Donovan und Van Der Werf Ten Bosch 1965). So hat sich z. B. gezeigt, daß junge Rot- und Damhirsche (Spießerstadium) ohne die Konkurrenz älterer Männchen während der Brunst die Weibchen durchaus erfolgreich beschlagen können (Lincoln 1971 b; Chapman und Chapman 1975; Fischer 1983). Niemand wird jedoch solch jungen Hirschen den Erwachsenenstatus zugestehen.

Das Problem, daß die reproduktive Potenz zwar vorhanden ist, das junge Männchen sich aber in der Sozietät noch nicht durchsetzen kann, ist älteren Autoren durchaus bewußt gewesen. Der Pubertätsbegriff wurde daher schon früh um den Begriff der sexuellen Reife erweitert (Asdell 1946). Diesen Zustand erreicht ein männlicher Hirsch, wenn er sich eine effektive Rolle im Reproduktionsgeschehen der Population erobern kann. Auch diese Definition ist problematisch, denn ein Hirsch kann sehr wohl die sexuelle Reife erreicht haben; ob er sich aber während der Brunst gegen seine Rivalen durchsetzen kann, ist eine andere Frage. Um solche sekundären Einflüsse auszuschließen, definiert Fischer auf der Basis morphologischer, physiologischer und endokriner Parameter das Ende der Pubertät wie folgt: „Es ist die Zeit im Leben eines Individuums, in der das allgemeine Körperwachstum faktisch abgeschlossen ist und alle primären und sekundären Geschlechtsmerkmale während der Fortpflanzungszeit ein Aktivitätsniveau aufweisen, wie es für adulte Hirsche charakteristisch ist“. Wie alt muß nun ein Damhirsch werden, um diesen Zustand zu erreichen?

Um allgemeine und androgenbedingte Wachstumsprozesse im Pubertätsverlauf voneinander trennen zu können, benutzten Wood et al. (1962) zur Beschreibung der LG-Entwicklung bei Maultierhirschen 4 Kurven: die erste für den Verlauf der Entwicklung von der Geburt bis zum Einsetzen der Pubertät. Diesen Teil haben wir nicht gemessen. Die 2. Kurve beschreibt die annualen Veränderungen im LG (und bei den primären und den sekundären Geschlechtsmerkmalen) bei adulten Individuen. Es sind die Bezugsgrößen, gegen welche die in der Ontogenese ablaufenden Veränderungen gemessen werden müssen.

a) HV: Minimale HV finden sich bei den adulten Damhirschen in der gonadalen Ruhephase. Vier bis 5 Wochen vor den Fegeterminen steigen sie wieder an und erreichen kurz vor und während der Brunst das Maximum. Gleich nach der Brunst gehen sie zunächst rasch und danach langsam bis zum Minimum am Beginn der nächsten gonadalen Ruhephase zurück (Asher et al. 1987; Gosch und Fischer 1989). Diese annuale Rhythmik im HV ist bei reifen Damhirschen über Jahre hinweg konstant, sofern keine Veränderungen im sozialen Bezugssystem und im Gesundheitszustand eintreten.

b) LG: Das LG des reifen Damhirsches zeigt einen ausgeprägten jahresperiodischen Verlauf, der sich in 3 deutlich getrennte Phasen unterteilen läßt: 1. Eine Periode hoher Gewichtszunahme um 25 bis 30% zwischen Mitte März und letzter Septemberwoche. 2. Eine sich direkt anschließende Vor- und Hauptbrunst umfassende Fastenperiode, in der der Hirsch die Nahrungsaufnahme fast vollständig einstellt und das zuvor zugelegte Gewicht wieder vollständig verliert. Der saisonale Gewichtsanstieg und die sich an-

schließende etwa 6 Wochen dauernde Fastenperiode sind ein sekundäres Geschlechtsmerkmal, das „Feistzeit-Syndrom (FS) (Fat-season-syndrom)“ (Fischer 1991). Die 3. Periode umfaßt die Wintermonate, in denen auch bei bestem Futterangebot eine Gewichtszunahme nicht zu erreichen ist. Die Tiere nehmen aber auch nicht ab, wenn nur Heu geboten wird. Wir sprechen daher vom „Winter-Ruhe-Gewicht“ (WRG). Wegen seiner Stabilität eignet sich das WRG besonders gut zur Beschreibung des allgemeinen körperlichen Entwicklungszustandes. Beginn, Verlauf und Wechsel zwischen FS und zwischen WRG sind beim reifen Damhirsch Jahr für Jahr voraussagbar.

c) HU: In vergleichbarer Weise lassen sich beim adulten Damhirsch die saisonalen Veränderungen im HU beschreiben (Fischer 1991). Minimale Werte werden stets gefunden in der Zeit zwischen dem Abwurf des alten Geweihs und dem Ende der Wachstumsperiode des neuen. Mit dem Fegen steigt der HU wieder steil an und erreicht das Maximum kurz vor und während der Brunst. Danach geht der HU zunächst bis Dezember steil und dann langsam zurück bis zum Erreichen des Minimums während der gonadalen Ruhephase. Nach Lincoln (1971 b) sind diese saisonalen Veränderungen im HU ein sekundäres Geschlechtsmerkmal; es entfällt nach Kastration.

Die 3. Kurve beschreibt nach dem Vorgehen von Wood et al. (1962) die annualen Veränderungen der Minimalgewichte (und der Minima der primären und sekundären Geschlechtsmerkmale) im Laufe des Pubertätsgeschehens. Die Steigungsgeraden durch die WRG verdeutlichen die basale LG-Zunahme bis zum 4. LJ. Zum 5. LJ steigt die Kurve nicht weiter an. Bei diesem Parameter haben die Damhirsche somit im Winter ihres 4. LJ das WRG adulter Hirsche erreicht.

Die Steigungsgeraden durch die annualen Zuwachsraten der Minima im HU spiegeln ebenfalls das allgemeine Körperwachstum wieder. Hier ist wie beim LG im 4. LJ der Erwachsenenstatus erreicht.

Beim Vergleich der annualen minimalen HV während der gonadalen Ruhephase ist zwischen 1. und 5. LJ ein statistisch faßbarer Anstieg nicht erkennbar.

Die 4. von Wood et al. (1962) erstellte Kurve, beschreibt den annualen Zuwachs im Maximum der LG (und in den Maxima der primären und der sekundären Geschlechtsmerkmale) im Verlauf der Pubertät. Die Kurven der Steigungsgeraden, welche die WRG einerseits, und die Maxima der LG während des Höhepunktes der Fettdeponierungsphasen andererseits miteinander verbinden, driften ab dem 4. LJ deutlich auseinander. Das Auseinanderdriften der beiden Kurven ab dem 4. LJ markiert das erste signifikante Auftreten des FS in der Ontogenese. Der annuale Zuwachs im maximalen LG erreicht aber erst im 5. LJ im September das Niveau reifer Damhirsche. Das FS ist somit erst ab dem 5. LJ voll ausgeprägt.

Die saisonalen androgenbedingten Veränderungen im HU sind dagegen bereits im 2. LJ deutlich erkennbar und treten in den folgenden Jahren immer stärker in Erscheinung. Die Endstufe wird im 5. LJ erreicht. Hierzu paßt sehr gut die in der Ontogenese ablaufende Zunahme der annualen maximalen Plasma-Testosteron-Werte kurz vor und während der Brunst (Rolf und Fischer 1990). Auch bei diesem Kriterium wird erst im 5. LJ der Erwachsenenstatus erreicht. Eine vergleichbare altersabhängige Zunahme im maximalen Testosteron-Spiegel finden auch Bubenik und Schams (1986) beim Weißwedelhirsch.

Bei dem primären Geschlechtsmerkmal HV erreichen die Maxima im 4. LJ die Endstufe. Zieht man in diese Betrachtung den annualen Spermatogenesezyklus mit ein, so zeigt sich, daß beim Damhirschkälbchen während der ersten Brunstperiode in seinem Leben noch keine Spermatozoen im Ejakulat zu finden sind. Aber schon ab dem 3. LJ gibt es dann keinen Unterschied mehr zu den reifen Hirschen (Gosch 1992). Bei alleiniger Wertung dieses Kriteriums wäre ein Damhirsch bereits im 3. LJ erwachsen.

Die hier vorgestellten Befunde zeigen, daß beim Damhirsch der Status des Adultus in unterschiedlichen LJ erreicht wird je nachdem, welche Kriterien verwendet werden. Be-

trachtet man die Merkmale jedoch in ihrer Gesamtheit, so ist nach FISCHERS Definition beim Damhirsch das Ende der Pubertät im 4. LJ fast und im 5. voll erreicht. Ein Rothirsch erreicht diesen Zustand etwa ab seinem 7./8. LJ (LINCOLN 1971 a). Anders liegen die Dinge bei Vertretern aus der Gruppe der Telemetacarpalia. Beim Schwarzwedelhirsch z. B. tritt der annuale LG-Zyklus bereits im 2. LJ deutlich in Erscheinung (WOOD et al. 1962). Für den Rehbock finden SEMPÉRÉ und LACROIX (1982) bereits zur Brunst im 2. LJ maximale HV und Testosteron-Spiegel. Pubertätsbeginn und -verlauf sind bei diesen Arten deutlich akzeleriert. WOOD et al. (1962) berichten von einer erfolgreichen Verpaarung zweier Schwarzwedelkälber und beim Reh werden im Winter immer wieder trächtige Kitze gefunden.

Betrachtet man bei den einzelnen Parametern die zeitlichen Zuordnungen in den aufeinander folgenden Jahren genauer, so fällt auf, daß bei den sekundären Geschlechtsmerkmalen Aktivitäts-Beginn und -Ende am Anfang der Pubertät beträchtlich von der zeitlichen Lage, wie sie bei adulten Hirschen gefunden wird, abweichen. Ihre endgültige Position in den Jahreskurven erreichen sie erst nach mehreren Jahren. FISCHER spricht vom „Einschwing-Phänomen“.

Nach FISCHER et al. (1985) liegen im ersten Geweihzyklus der Wachtumsbeginn der Spieße 3–4 und der Fegetermin gegen 2–3 Wochen früher als bei den Folgegeweihen. Das Abwerfen der Spieße dagegen erfolgt 3–4 Wochen verspätet. Erst mit dem Fegen des 2. Geweihs im 3. LJ wird die für ältere Damhirsche so typische und präzise zeitliche Festlegung der Fege- und der Abwurftermine erreicht (FISCHER 1985).

Deutlich kommt das Einschwing-Phänomen auch bei der Lage der HU-Maxima im Laufe der Ontogenese zur Geltung. Zwischen 2. und 5. LJ kommt es zu einer schrittweisen Vorverlegung um fast 3 Monate. LINCOLN (1971 a) beschreibt bei jungen Rothirschen eine Vorverlegung um 1 1/2 bis 2 Monate.

Das Einschwing-Phänomen zeigt sich auch beim annualen Beginn des FS; er erfährt im Laufe der Pubertät eine Vorverlegung um ca. 8 Wochen.

Dagegen ist bei den Parametern HV, Spermaproduktion und Testosteronspiegel der annuale Rhythmus bereits ab dem 2. LJ weitgehend, ab dem 3. dann völlig stabil. Nur die Maxima der HV und der Testosteronspiegel erhöhen sich nochmals im 4. bzw. im 5. LJ.

Die Synopsis aller vorgestellten Parameter zeigt, daß der Damhirsch im 4. LJ weitgehend, im 5. voll erwachsen ist. Von jetzt an sind mit großer zeitlicher Genauigkeit die jahresperiodisch wiederkehrenden Aktivitäts-Beginne, -Höhepunkte und -Enden bei primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen voraussagbar.

Die Ergebnisse zeigen zudem, daß der Pubertätsverlauf kein Kontinuum ist; er wird vielmehr durch die dominante photoperiodisch gesteuerte Jahresperiodik in einzelne, aufeinander aufbauende Schübe zerlegt (GOSCH 1992; ROLF und FISCHER 1996).

Nach LINCOLN (1971 b) ähnelt bei reifen Hirschen der annuale Aktivitäts-Ruhe-Wechsel im gesamten reproduktiven System einer jährlich wiederkehrenden Pubertät. Diese Vorstellung kann nach den hier gezeigten Befunden nicht aufrecht gehalten werden. Denn für die Entwicklungsvorgänge im reproduktiven System sind im Verlauf der Pubertät neben der annualen Amplitudenerhöhung der sich über mehrere Jahre erstreckende Einschwing-Prozeß charakteristisch. Für den reifen Hirsch dagegen ist die erstaunlich präzise Jahresperiodik aller von uns untersuchten Parameter Wesensmerkmal.

Zusammenfassung

An Damhirschen wurden vom Alter von ca. 6 1/2 Monaten an (Beginn des Rosenstockwachstums) bis kurz vor Vollendung des 5. LJ Pubertäts-Beginn, -Verlauf und -Ende an den Veränderungen im HV, LG, FS, WRG und HU verfolgt. Der Pubertätsverlauf wird durch die Jahresperiodik in aufeinander aufbauende Schübe zerlegt. Die einzelnen Para-

meter erscheinen im Laufe der Ontogenese nicht gleichzeitig und zum Teil weichen ihre jahreszeitlichen Positionierungen anfänglich noch deutlich von der Lage ab, die für die adulten Hirsche so charakteristisch ist (Einschwing-Phänomen). Das Ende der Pubertät hat ein Individuum erreicht, wenn Beginn, Dauer, Ende, Maximum und Minimum der Aktivitäten bei allen Parametern in Amplitude und Frequenz das Niveau reifer Damhirsche erreicht haben. Dieser Zustand wird erst im 4. besser im 5. LJ erlangt. Die Stabilität im saisonalen Auftreten der Ereignisse bei reifen Damhirschen ist ein grundlegender Unterschied zu deren Instabilität während des Pubertätsgeschehens. Daher kann der annuale Rhythmus im Fortpflanzungssystem der adulten Damhirsche nicht als eine saisonal wiederkehrende Pubertät bezeichnet werden.

Danksagung

Mein Dank gilt dem Minister für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten des Landes Niedersachsen für die über Jahre hinweg gewährte finanzielle Unterstützung unserer Arbeiten am Damwild (Grant Nr. 401 F 04 032/1-1145/91 ff.).

Literatur

Asdell, S. A. (1946): Patterns of mammalian reproduction. New York: Comstock, Ithaca.

Asher, G. W.; Day, A. M.; Barrell, G. K. (1987): Annual cycle of liveweight and reproductive changes of farmed male fallow deer (*Dama dama*) and the effect of daily oral administration of melatonin in summer on the attainment of seasonal fertility. J. Reprod. Fert. **79**, 353–362.

Bandy, P. J.; Cowan, I. McT.; Wood, A. J. (1970): Comparative growth in four races of blacktailed deer (*Odocoileus hemionus*). Part I. Growth in body weight. Can. J. Zool. **48**, 1401–1410.

Bubenik, G. A. (1982): The endocrine regulation of the antler cycle. In: Antler Devolopment in Cervidae. Ed. by R. D. Brown Kingsville, Texas: Caesar Kleberg Wildlife Research Institute. Pp. 73–107.

Bubenik, G. A.; Schams, D. (1986): Relationship of age to seasonal levels of LH, FSH, Prolactin and testosterone in male whitetailed deer. Comp. Biochem. Physiol. A, **83**, 179–183.

Chaplin, R. E.; White, R. W. G. (1972): The influence of age and season on the activity of the testes and epididymides of the fallow deer, *Dama dama*, J. Reprod. Fert. **30**, 361–369.

Chapman, D. J.; Champman, N. G. (1975): Fallow deer. Lavenham: Terence Dalton Ltd.

Chapman, D. J.; Chapman, N. G. (1980): Morphology of the male accessory organs of reproduction of immature Fallow deer (*Dama dama* L.) with particular reference to puberty and antler development. Acta Anat. **108**, 51–59.

Chapman, D. J.; Chapman, N. G.; Kennaugh, J. H. (1981): Development of the preputial gland of immature Fallow deer (*Dama dama* Linnaeus) with particular reference to puberty. Z. Säugetierkunde **46**, 322–330.

Donovan, B. T.; Van Der Werf Ten Bosch, J. J. (1965): Physiology of puberty. London: Edward Arnold.

Fischer, K. (1983): Untersuchungen zur Fortpflanzungsfähigkeit von jungem weiblichem und männlichem Damwild (*Dama dama* L.). Z. Jagdwiss. **29**, 137–142.

Fischer, K. (1985): Jahresperiodische Schwankungen physiologischer Parameter beim Damhirsch (*Dama dama* L.). In: Transact. 17th Congr. IUGB. Ed. by S. A. De Crombrugghe. Brüssel. Pp. 183–190.

Fischer, K. (1991): Seasonal changes in neck girth and the fat season in male fallow deer. 2 secondary sex characteristics and their ontogenesis. In: Transact. 20th Congr. IUGB. Ed. by S. Csanyi and J. Ernhaft. Gödöllö, Hungary. Pp. 547–551.

Fischer, K.; Gosch, B.; Mennerich, B. (1985): Individueller Pubertätsverlauf bei im Juni und verspätet im September gesetzten Damhirschen (*Dama dama* L.). Z. Jagdwiss. **31**, 211–221.

Franzmann, A. W.; Le Resche, R. E.; Rausch, R. A.; Oldemeyer, J. L. (1978): Alaskan moose measurement in weight relationships. Can. J. Zool. **56**, 298–306.

Gosch, B.; Fischer, K. (1989): Seasonal changes of testis volume and sperm quality in adult fallow deer (*Dama dama*) and their relationship to the antler cycle. J. Reprod. Fert. **85**, 7–17.

Gosch, G. (1992): Untersuchungen zur Jahresperiodik der testikulären Aktivität beim Damhirsch (*Dama dama* L.). Diss. Math.-Nat. Fachbereiche, Universität Göttingen.

GROVES, C. P.; GRUBB, P. (1987): Relationships of living deer. In: Biology and management of the Cervidae. Ed. by C. M. WEMMER. Washington, D. C.: Smithonian Institution Press. Pp. 21–59.

KOLLE, R.; KIERDORF, U.; FISCHER, K. (1993): Effects of an antiandrogen treatment on morphological characters and physiological functions of male fallow deer (*Dama dama* L.). J. Exp. Zool. **267**, 288–298.

LEADER-WILLIAMS, N. (1979): Age related changes in the testicular and antler cycles of reindeer, *Rangifer tarandus*. J. Reprod. Fert. **57**, 117–126.

LINCOLN, G. A. (1971 a): Puberty in a seasonally breeding male, the red deer stag (*Cervus elaphus* L.). J. Reprod. Fert. **25**, 41–54.

LINCOLN, G. A. (1971 b): The seasonal reproductive changes in the adult red deer stag (*Cervus elaphus* L.). J. Zool. (London) **163**, 105–123.

MCEWAN, E. H. (1968): Growth and development of the barrenground caribou. II. Postnatal growth rates. Can. J. Zool. **46**, 1023–1029.

ROLF, H. J.; FISCHER, K. (1990): Serum testosterone (T) and 5-*a*-dihydrotestosterone (DHT) in male fallow deer (*Dama dama*): seasonality and age dependence. Comp. Biochem. Pysiol. A. **95**, 445–452.

ROLF, H.J; FISCHER, K. (1996): Serum testosterone, 5-*a*-dihydrotestosterone and different sex characters in male fallow deer (*Cervus dama*): a long term experiment with accelerated photoperiods. Comp. Biochem. Physiol. (in press).

SEMPÉRÉ, A. J.; LACROIX, A. (1982): Temporal and seasonal relationships between LH, testosterone and antlers in fawn and adult male roe deer (*Capreolus capreolus* L.). Acta Endocrinol. **99**, 295–301.

SUTTIE, J. M.; KAY, R. N. B. (1982): The influence of nutrition and photoperiod on the growth of antlers of young red deer. In: Antler development in Cervidae. Ed. by R. D. BROWN. Kingsville, Texas: Caesar Kleberg Wildlife Research Institute. Pp. 61–71.

WHITEHEAD, P. E.; MCEWAN, E. H. (1973): Seasonal variation in the plasma testosterone concentration of reindeer and caribou. Can. J. Zool. **51**, 651–658.

WOOD, A. J.; COWAN, I. M.; NORDAN, H. C. (1962): Periodicity of growth in ungulates as shown by deer of the genus *Odocoileus*. Can. J. Zool. **40**, 593–603.

Anschr. des Verf.: Prof. Dr. KLAUS FISCHER, I. Zoologisches Institut der Universität Göttingen, Berliner Straße 28, D-37073 Göttingen